第26卷 第2期 昆虫学报 Vol. 26, No. 2
1983年5月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA May, 1983

棉铃虫夜眼反射光斑的研究

何忠 贺小威
(中国科学院动物研究所)

摘要 利用一个圆弧投光器,使点光源在90°范围内绕眼移动,对棉铃虫暗适应眼的反射光斑进行了研究。主要结果为: 1.投射在眼上,并且与光斑垂直轴在背腹方向上构成的夹角不超过20°—23°的全部光线,对于引起光斑的反射光都是有效的。2.在眼的不同区域中,光斑的明亮度不等。以腹部区域最亮,而背部区域最不亮。3.有效投射光线依照其投射角,由光斑的不同部位进入眼中。平行于光斑垂直轴的光线,由整个光斑中的小眼面进入。具有较大投射角的光线,由同侧更边缘的小眼面进入。否则它们无助于被观察的光斑的亮度。4.在直径约为光斑直径1/2的中央部分,其反射光的来源是由两部分组成的,一部分是从该中央部分进入又反射出来,另一部分是从眼的其余部分进入而从该中央部分反射出来。起源于其余部分进眼的光线的总反射光,远强于起源于从该中央部分进眼的光线的总反射光。

许多夜行昆虫的复眼,经过暗适应以后,在弱光环境中会出现圆形光斑。一般认为,当光线进入视杆后,一部分被感光色素吸收,其余部分穿过视杆碰到气管反光层。由于它的反射能力较强,光线又重新穿过视杆,从复眼反射出来。暗适应眼的这种特点,可以增加微光被感光色素吸收的机会,提高眼的敏感度。所以,夜眼反光能力与夜间视觉有着密切的关系。

反射光斑的面积和亮度随暗适应的时间而变化。这方面已有报道(如 Höglund, 1963, 1966;李典谟等, 1977; 侯无危等, 1979)。关于哪些方向来的投射光能够使夜眼出现光斑,眼底反射光往空间的散射面有多大,也有人在探索夜眼成像原理时进行过研究(如 Kunze 1969, 1972; Horridge 1971, 1972; Horridge 等, 1972; Meyer-Rochow 等, 1975)。我们吸取了 Horridge 等所用测量装置的基本特点,对于棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner) 夜眼反射光的成分,光斑在复眼不同区域的差别,及入射光路和反射光路等进行了研究。并且根据实验结果,对光斑的成因和棉铃虫的趋光行为略作分析讨论。

一、实验材料和装置

1.实验材料 实验所用棉铃虫蛾,为羽化2—7天的正常个体。实验前,复眼在500勒克司左右的室内照度下,经4小时光照,然后经过暗适应(2—2.5小时),使虫眼转化为夜眼状态。

2.实验装置 实验装置由一台特制的中心控制器和圆弧投光器,配以实体显微镜、光电倍增管、双线示波器、照相机等组成。根据实验要求,可以手工操作、人眼测量,也可以自动测量记录(贺小威, 1982)

二、眼底反射光的外界来源

本文于1982年4月收到。
本项工作在陈宁生同志领导和主持下完成。插图由李明辉同志协助绘制。

实验目的在于了解人眼看到的光斑，是夜眼对于外界哪些方向投射光线的反射结果，以及这些方向的投射光线，在组成光斑中所起的作用有何差别。

1. 夜眼侧面实验　实验分两组，第一组是用离体复眼，放在吸有生理盐水的棉团上。第二组是用在体复眼。

虫眼侧部向上。第一组实验是用手旋转投光器。当点光源沿虫眼背腹方向移动时，目测光斑变化、记录光斑出现和消失时的光源位置，以角度表示。0°表示光源位于眼侧部的正上方，即位于接目镜的观察轴上。其他角度表示投射光线与观察轴之间构成不同夹角时的光源位置。凡能引起光斑出现的角度或光线，以下简称有效投射角或有效投射光。实验结果列于表 1。

表 1　棉铃虫夜眼光斑的有效投射角　　(1978 年)

测试组别	测试虫数	有效投射角				
		腹方		侧方	背方	
A	6	16°	12°	0°	16°	22°
B	10	23°	17°	0°	12°	18°
平　均		20°	15°	0°	14°	20°
光斑状况		模糊可见	轮廓明显	清晰明亮	轮廓明显	模糊可见

注：A 组的光源起始于腹方，移向背方直至光斑消失。
B 组的光源起始于背方，移向腹方直至光斑消失。

当投射光与目镜观察轴之间的夹角大约不超过 20° 时，均能导致眼侧部出现光斑。背方与腹方之间，能够引起出现光斑的最大有效投射角无明显差别。但不同角度的投射光产生不同强度的反射光。0°投射时，反射光最强。投射光与目镜观察轴的偏离角越大，反射光越弱。

第二组实验用 10 头棉铃虫的在体复眼，以自动测量装置做记录。平均结果为，腹方最大有效投射角 23°，背方最大有效投射角 22°，比离体复眼的测量结果大 2°—3°。上述结果与粉螟 (*Ephestia kuhniella*) 的最大有效投射角 (20°) 近似，比金龟子 *Anoplognathus pallidicollis* 的 25° 小，而比甲虫 *Repsimus manicatus* 的 6°—8° 大。

因此，如果前后方向上的最大有效投射角与背腹方向上的近似，则从立体空间来说，光斑的外界光线来源，应该是一个以夜眼为锥顶的倒置的锥形空间内投射到眼上的光线。圆锥的顶角约 40 余度。

2. 夜眼不同区域的比较　光斑不仅出现在眼的侧面，也出现在眼的其他区域。即人眼观察虫眼的不同部位时，均能见到光斑。实验分三组进行。

第一组测量复眼的侧部及腹部两区域。第二组测量复眼的侧部及背部两区域。第三组测量复眼的背部和腹部两区域。每只复眼测两次，即两区域各测一次(经验证明，同一区域的结果并不受先测与后测的影响)。在两次测量的间隔期中，进行 4 小时光照和 2.5 小时的暗适应，使复眼的状态有一个从夜眼到昼眼再到夜眼的转化过程。

用自动测量装置记录。电机旋转圆弧投光器，光电管接收反射光后输出的电位变化，

表 2 夜眼不同区域有效投射角及反光强度的比较 (1980 年)

实验组别	测量区域	测量复眼数目	相对峰值强度（毫伏）	相对峰值指数	反光曲线半宽值
I	腹方	7	28.8	1.00	5.6
	侧方		16.1	0.56	5.6
II	侧方	6	24.7	1.00	6.0
	背方		12.0	0.49	6.0
III	腹方	8	31.6	1.00	6.3
	背方		16.0	0.51	6.3

表示眼底反射光的强度变化。

图版 I 是三只夜眼不同区域的摄影记录。从图 I 和表 2 可以看到，同一只眼不同区域的反光强度有明显的差异。腹方的反射光最强，侧方其次，背方最弱。三个区域的光斑有效投射角差别不大，也就是它们的外界来源空间的大小似无差异。在正常飞行中，背方小眼朝向天空，腹方小眼朝向地面物体。多数场合下，地面总是比天空更暗一些，如果从眼底反射光在夜间视觉中的作用来看，腹方具有较强的反光能力也是长期适应环境的结果。

三、光路分析

目的在于了解有效投射光是由眼的全部小眼面进入的，还是由光斑区内的全部小眼面或部分小眼面进入的。为此，对夜眼侧部的光斑作以下分析。

1. 正常眼　探索光路首先需了解当投射光线偏离小眼视轴到什么程度时，就不能进入小眼。

我们观察光斑区直径的小眼数是 42—44 个，故以最大值44个小眼计算作图分析。从图 1A 可以看出，光斑腹方边缘小眼的反光方向与小眼视轴的夹角约达 32°，背方小眼达 23°。根据光路的可逆性，这个反光夹角也就是偏离小眼视轴最远而仍能通过小眼折光器进入复眼内的斜射光线与该小眼视轴之间的夹角，简称最大进光角。

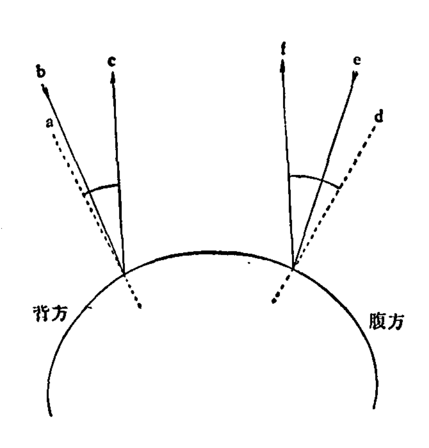


图 1A　正常眼的最大反射角

a. 光斑背方第 1 个小眼的视轴　b. 来自背方 20° 角的投射光　c. a 小眼的反射光　d. 光斑腹方第 1 个小眼的视轴　e. 来自腹方 20° 角的投射光　f. d 小眼的反射光，a 与 c 的夹角为 23°，f 与 d 的夹角为 32°。

2. 涂漆眼　在二维空间内，小眼折光器的进光张角相当于最大进光角的两倍。这个进光张角虽然很大，但并不是能够进入小眼的全部光线都能沿着人眼观察轴反射。为进一步认识这一点，我们采用涂黑漆（北京油漆厂红狮牌调合漆）的方法，对于不同遮光处理的复眼，做了反射光的测量。

涂漆遮光实验都是用复眼侧面进行的，共有五种处理：(1)光斑区以外部分全部涂漆；(2)光斑区边缘部分涂漆；(3)光斑外半径（光斑靠外圈的部分）涂漆；(4)背半眼和

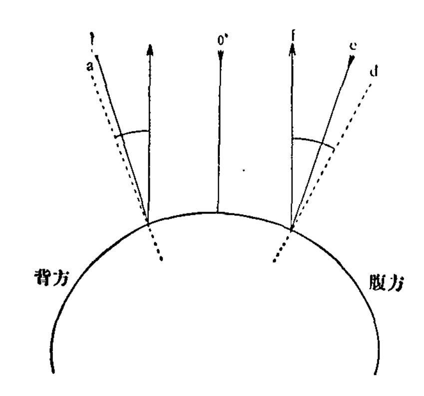


图 1B　光斑边缘小眼的进光和反光示意

a．光斑区背方边缘第 3 个小眼的视轴。　b．入射在 a 小眼上 17° 的投射光　c．a 小眼的反射光　d．光斑区腹方边缘第 3 个小眼的视轴　e．入射在 d 小眼上 19° 的投射光　f．d 小眼反射光　0°．零度投射光。　a 与 c 的夹角为 21°　f 与 d 的夹角为 28°

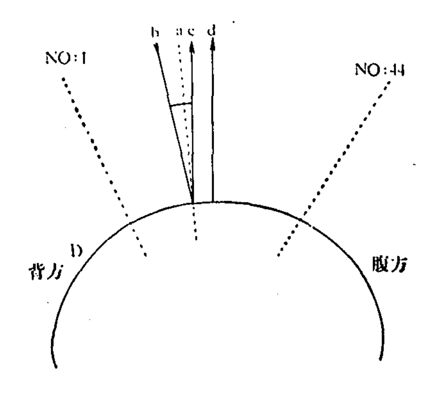


图 1C　光斑背方内半径小眼的进光和反光示意

a．背半眼第 16 个小眼视轴 b．12° 的入射光　c．从 a 小眼反射的光线　d．0° 观察轴
NO:1 眼侧部光斑背方边缘第 1 个小眼视轴
NO:44 眼侧部光斑腹方边缘第 1 个小眼视轴
D．涂漆的背半眼。b 与 c 的夹角为 13°。

腹半眼分别涂漆；(5)光斑内半径(光斑中央部分)涂漆。漆涂得薄而均匀，使其未涂部分的光线不受遮挡、而涂漆部分又不漏光。

每种处理都分两步进行。第一步，虫眼经 4 小时光适应，2.5 小时暗适应后，做正常眼的测量。第二步，做过正常眼的测量后，再经 4 小时光照，按实验要求涂漆。然后，经 2.5 小时暗适应，即进行涂漆眼的测量。

光斑以外部分涂漆后，光斑形状、反光强度和最大有效投射角都与正常眼相同。锥形空间的光线不是由光斑区域外的小眼面进入。

当光斑边缘部分涂漆，使光斑暴露面积的直径减少 12% 的小眼面数目时，背方最大有效投射角减至 15°，腹方最大有效投射角减至 17°。表明在正常眼中，来自背方 15°以上和来自腹方 17° 以上的有效投射光线，是由涂漆部分进入的。

图 1B 表示背方 17° 的投射光和腹方 19° 的投射光进入光斑边缘小眼后，可由进光小眼面往更远离视轴的方向反射，并可由光斑的其他小眼反射出。

当光斑外半径涂漆，使光斑暴露面积的直径减少到 50% 的小眼面时，背方最大有效投射角减至 12°，腹方最大有效投射角减至 13°。表明在正常眼中，来自背方 12° 以上和来自腹方 13° 以上的有效投射光，是由涂漆部分进入的。

背方半眼涂漆后，背方最大有效投射角减至 10°。腹方半眼涂漆后，腹方最大有效投射角减至 14°．图 1C 表示背方 12° 投射光进入正常眼的光斑背方内半径小眼后，可由小眼视轴对侧反射出。

光斑中央未涂漆小眼的视轴大约与目镜观察轴一致。实验结果表明，离小眼视轴大于 10°的背方光线，以及大于 14°的腹方光线进入小眼后，不能沿本小眼的视轴反射出去。

光斑内半径涂漆，使光斑暴露面积的直径减少到 42% 的小眼面数目时，最大有效投射角与正常眼相同。当光源在 0 °位置时仍出现环形光斑，说明这个角度的投射光线也可以从光斑外半径内的小眼面进入。

表 3 涂漆眼的测量结果

涂漆部位	复眼数目	光斑状况		最大有效投射角		备注
		形状	暴露直径占光斑区比值(%)	背方	腹方	
正常眼(对照)	10	圆形	100.0	22.8°	23.4°	在体复眼
光斑以外	4	圆形	100.0	25.5°	24.2°	在体复眼
光斑边缘	6	圆形	88.0	15.0°	17.0°	离体复眼
光斑外半径	4	圆形	50.0	12.1°	13.7°	在体复眼
背方半眼	2	半月形	50.0	10.8°	23.7°	在体复眼
腹方半眼	2	半月形	50.0	24.2°	14.0°	在体复眼
光斑中央	2	环形	42.0	24.0°	25.0°	在体复眼

各种不同涂漆处理的测量数据列于表 3。

夜眼的反射特性略有个体差异,实验和制图也很难做到十分精确。所以,上述关于光路的分析只能说明大致情况。各项实验中,经过同样处理后,背方最大有效投射角的变化都比腹方的变化大。这是由于小眼功能上的不同,还是由于小眼排列上的不同,现在还不能肯定。分析结果可归纳为以下几点:

(1) 光斑的外界来源光线是由光斑区内的小眼面进入的。

(2) 小眼折光器的进光张角很大。但来自锥形空间并进入光斑区内小眼面的光线,并不是都能沿入眼观察轴反射。因此,从组成夜眼光斑来说,0°投射光可以由全光斑区的小眼面进入;投射角度较大的光线,必须进入同侧较边缘的小眼后才有效,否则不往人眼方向反射。

(3) 进入某小眼面的光线,可以从该小眼面沿原光路反射,也可以从该小眼面往其他方向反射。

(4) 光斑区内局部小眼面进光后,能够出现完整光斑。这种情况与 Kunze, Horridge 等,以及 Meyer-Rochow 等关于弄蝶、粉螟、金龟子等的报道一致。

四、两种成分反射光的比较

每个小眼的反射光都包含着两种成分。一种来自进入该小眼自身的光线,另一种来自进入其他小眼的光线。选光斑区中央直径 22 个小眼面的区域,对两种成分的反射光作初步探索。

复眼的光、暗适应按照常规处理。实验分两步进行。第一步是在目镜内放一黑纸圈,遮挡光斑中央区以外的任何反射光进入光电管,只记录光斑区中央部分的反射光,但来源光线仍是由全光斑进入的。第二步仍用同一复眼,但将光斑中央区以外的小眼全部用黑漆覆盖,从而光电管接收的反射光只从光斑中央小范围内进入的。

实验重复 5 次,结果一致。图 2 表示 5 只虫眼在两种处理情况下实验记录平均值,其中曲线 f 表示第一成分,曲线 b 表示两种成分之和,b 与 f 之差则是第二种成分。当光源在 0°位置时,第一种成分小于或近似于第二种成分。光源位置越偏,第一成分越小,第二成分越大。当光源在 20° 左右时,仅存第二成分。

若以图 2 中曲线覆盖的面积,代表点光源在各个位置时引起的反射光的总和,即复眼被一弧形光源照射时的反射光,则以曲线两端的距离(曲线宽度)作为圆锥底部直径的圆

锥体积，应可代表复眼被球面光源照射时的反射光，即在均匀光照环境中的反射光。

根据求圆锥体积的公式 $1/3\pi R^2H$（R 是圆锥体底半径，H是圆锥体高）。图 2 中，f 曲线的H为 22 毫米，R为 4 毫米，b 曲线的H为 58 毫米，R为 6 毫米。将两种实验处理所测得的数据平均值代入公式，则代表未涂漆眼总反射光的圆锥体积是 2,220 立方毫米，代表涂漆眼的总反射光的圆锥体积是 348 立方毫米。未涂漆眼的反射光总值，代表着该区域反射光的两种成分之和。涂漆眼的反射光总值，代表着该区域反射光中的第一种成分。2,220 减去 348 得 1872，则应是第二种成分，第二种成分是第一种成分的 5.3 倍。

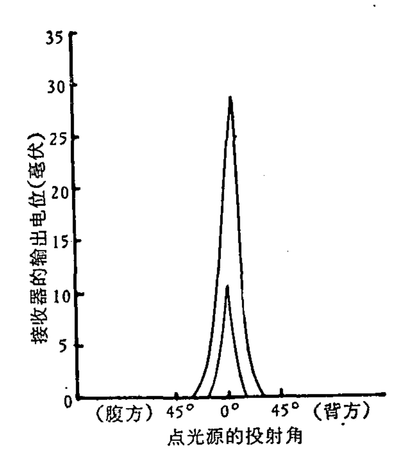


图 2　两种处理的反射光记录

根据半眼涂漆的实验结果，就光斑中心的单个小眼而言，第一种成分的进光角很小，仅为 10°，其相对量也就更小。

五、讨论

1. 光斑的成因　根据前人对于其他种夜行昆虫复眼“发光”的研究，和我们的实验结果，说明凡能出现光斑的复眼都具备两个基本特点。第一是单个小眼面可以接收相当广阔空间的光线，也可以往这个广阔空间反射光。第二是进入单个小眼面的光线，又可以分别从许多小眼反射出来；换句话说，从单个小眼面出来的反射光，实际上包含着从许多小眼进入的光线。在弱光环境中，光斑的出现是一个值得分析和解释的现象。这个问题可以利用一个平面示意图（图 3）来进行探索。

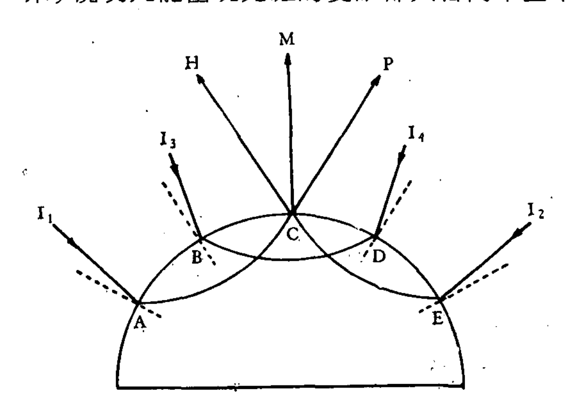


图 3　小眼反光与外界来源光空间分布示意图

图 3 中位于 C 处的小眼能够把眼内的光反射到 HP 之间的空间内。如果按照图 1A 中腹方小眼的最大反射角计算，HP 的夹角约为 64°，如果按照背方小眼计算，则夹角较小。射往H方向的光，来自 AC 之间的 44 个小眼；射往 P 方向的光，来自 CE 之间的 44 个小眼。所以 C 小眼发射的全部反射光是 AE 之间的 88 个小眼提供的。它们给 C 小眼提供的反射光，起源于 I_1 到 I_2 所包括的约 100° 的空间（I_1 与 A 小眼视轴的夹角，以及 I_2 与 E 小眼视轴的夹角，按 12° 计算，参考图 1A)。从这个范围内来的投射光，是 C 小眼全部反射光的外界来源。由此看出，虽然 C 小眼的反光张角等于它本身的进光张角，但却远远小于来源光线的张角。换句话说，大范围空间来的投射光可以通过 C 小眼反射到小范围的空间内。

C 小眼射往 M 方向的光，来自 BD 之间的小眼。它们给 C 小眼提供的沿M方向的反射光，起源于 I_3 和 I_4 所包括的约40°的空间。来自这个空间的投射光，从 C 小眼射出以后，虽然也投射到相当大的空间，但不是均匀分布，而是以M方向上的光最强。这种特性可以

借助于D小眼来加以说明。 D小眼在CE光斑区内所处的位置相当于C小眼在BD光斑区内所处的位置，两者各是一个光斑的中央小眼。 CE光斑的外界来源光线也是来自锥形空间。其中，有些角度的投射光，如I_2，并不能使D小眼出现平行于M的反射光(通过显微镜不能看到)。也有一些角度的投射光，能使D小眼往平行于M的方向反射，即远离D小眼视轴的方向反射。例如，对BD光斑来说，右侧20°到12°的投射光，也就是对CE光斑来说，左侧12°到20°的投射光，都能导致D小眼往平行于M的方向反射(参见图1A)，但强度很弱。D小眼往平行于M的方向的反射，相当对C小眼往H方向的反射。因此，BD光斑的有效投射光，应该也只能使C小眼往H方向发出弱的反射光。另一方面，BD光斑的有效投射光，都能使C小眼沿视轴反射，尤其在0°投射时反射光很强。

即使在暗处，各方向的投射光也不是绝对均匀的，也会有较弱较强的差别。所以，收集大范围空间来的投射光线，就有可能提高小眼面的亮度。第四部分的实验结果表明，小眼的反射光主要是从其他小眼进入的。而在同样条件下用表面反光的平面镜和钢珠做实验，就不具备此种特性。

2. 关于诱虫灯光的进眼光量　在测量反射光的同时，也查出了单个小眼的最大进光角。在暗适应的重叠像眼(或称透明带眼)中，虽然有些离轴较远的斜射光线通过折光器后，并不成为该小眼实际感受光的一个部分；但这些光线折往附近其他小眼，能够成为其他小眼感受光的一个部分。进光张角的大小仍是影响整个复眼感受光量的一个因素(见图4)。因此，根据已知的最大进光角，计算在不同场合下整个复眼的相对进光量，就有可能对于分析行为提供生理学的依据。

近十年来，利用黑光灯防治棉铃虫的实验报告很多，说明这种昆虫对于黑光灯有明显的行为反应。从图4中可以看出，在灯光防治区内的任意一点上，沿灯管长度发射的灯光，在复眼上进光面的弧长，可以计算出来。设20瓦黑光灯管的半长度(30厘米)为l，灯管与虫眼之间的距离为d，则 $\theta = \mathrm{tg}^{-1}\frac{l}{d}$。为简便起见，各小眼的最大进光角均以32°表示，则整个进光面的弧长BC的张角约等于 $2(\theta + 32°)$。

棉铃虫复眼的背腹截面上180°角约对应于3.1416毫米的弧长。所以，根据进光面

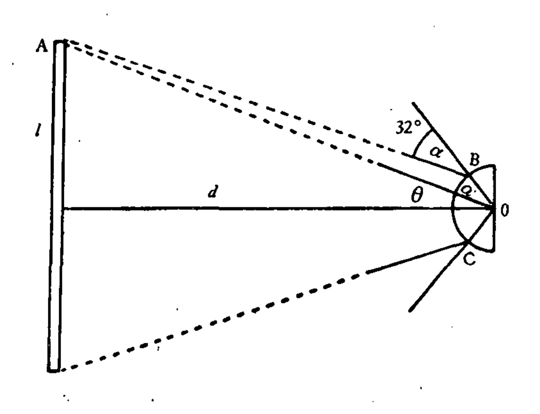


图4　复眼进光范围示意图

注：复眼直径仅2毫米，距光源又很远，AB与AO两条光线可视为平行线。故设 $\alpha=\alpha'$ 代入公式。

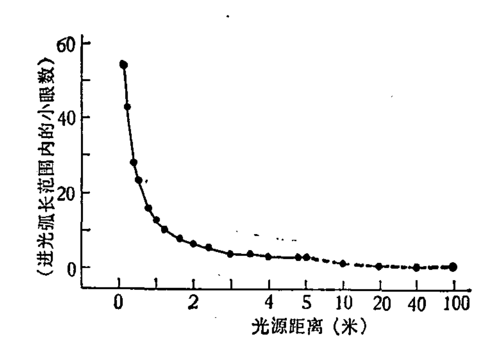


图5　光源距离与复眼进光关系

注：图5中横坐标5米以前的实线是按比例表示的实际距离，5米以后的虚线是示意距离(不按比例)。

弧长的张角和复眼截面的全部弧长和张角，就可以算出在任一距离上复眼进光的弧长和小眼数。

我们选择 19 个不同距离，试算出在这些情况下进光面的弧长，并且再折合成小眼数绘成图 6。这个图说明，当距离超过 5 米时，进光小眼数目并不随距离发生显著变化。复眼的进光量主要由灯光的照度决定。当距离不超过 5 米时，进光小眼数随距离变化比较明显，尤其是在 0.5 米距离以内，进光小眼数目剧增。所以在近距离内的不同位置上，复眼进光量是由灯光的照度和复眼进光面的大小双重因素决定的。棉铃虫在灯旁的乱舞和反常的扑灯行为，可能就和这种突然的变化有关。

参　考　文　献

李典谟等 1977 夜蛾趋光特性的研究：复眼反射光的变化和上灯概率分析。昆虫学报 **20**(2)：128—34。

侯无危等 1979 夜蛾趋光特性的研究：复眼转化过程中的行为变异。昆虫学报 **22**(1)：34—40。

贺小威 1982 昆虫复眼反射光特性测量设备。昆虫知识 **19**(1)：38—41。

Höglund, G. 1963 Glow, sensitivity changes and pigment migration in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. *Life Sci.* **2**(4)：275—80.

Höglund, G. 1966 Pigment migration, light screening and receptor sensitivity in the compound eye of nocturnal Lepidoptera. Acta physiol. Scand. 69(suppl. 282) pp. 1—56.

Horridge, G. A. 1971 Alternatives to superposition images in clearzone compound eyes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **179**：97—124.

Horridge, G. A. 1972 Further observations on the clear-zone eye of *Ephestia*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **181**：157—73.

Horridge, G. A. et al. 1972 The superposition eye of skipper butterflies. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **182**：457—95.

Kunze, P. 1969 Eye glow in the moth and superposition theory. *Nature, Lond.* **223**：1172—4.

Kunze, P. 1972 Comparative studies of arthropod superposition eyes. *Z. vergl. Physiol.* **76**(4)：347—57.

Meyer-Rochow, V. B. et al. 1975 The eye of *Anoplognathus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Proc. R. Soc. Lond. B.* **188**：1—30.

STUDY ON THE REFLECTION DISC IN THE COMPOUND EYE OF COTTON BOLLWORM

HE ZHONG HE XIAO-WEI
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

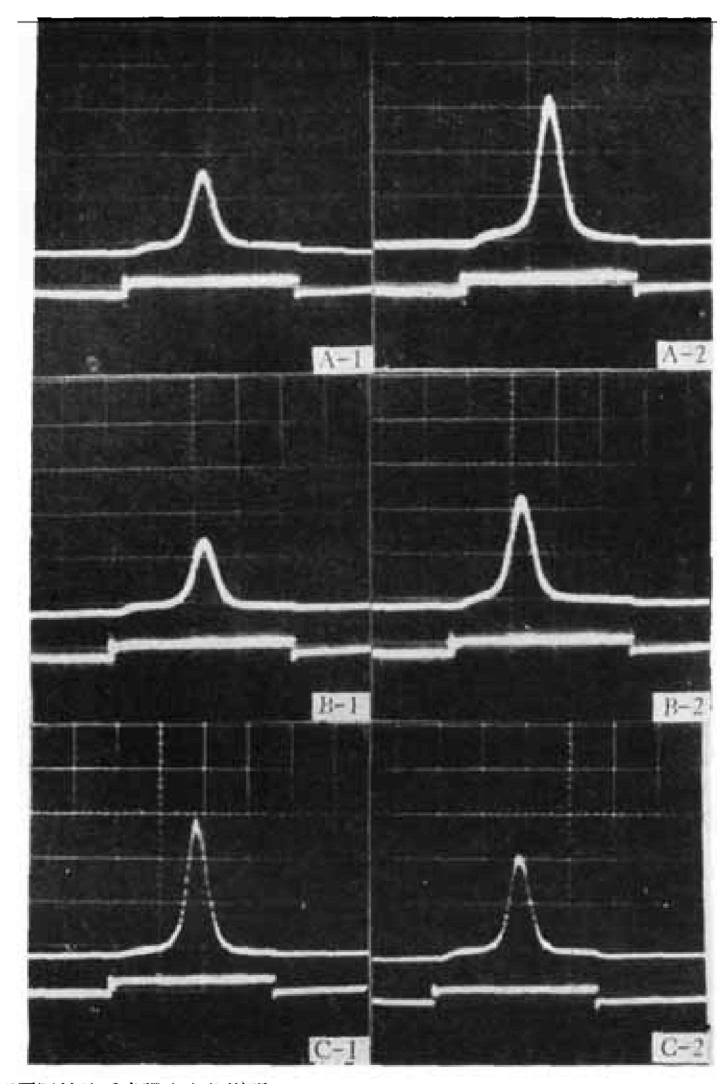
The reflection disc in the dark adapted eye of cotton bollworm *Heliothis armigera* (Hübner) was studied by means of a point light source moving around the eye. The main results were as follows.

1. All of the light rays which fell on the eye and made an angle with the vertical axis of the reflection disc not larger than about 20° to 23° in the dorsal-ventral direction were effective in causing a bright reflection disc.

2. In different regions of the eye, the brightness of the disc was not equal. It was brightest in the ventral region, and least in the dorsal region.

3. The effective incident rays entered the eye from different parts of the reflection disc according to their incident angles. Rays parallel to the vertical axis of the disc entered from facets enclosed in the whole disc. Rays with larger incident angle entered from the more marginal facets on the same side; otherwise they would not contribute to the observed reflection disc.

4. At the center portion which had a diameter about half of the disc diameter, the total reflected light originated from light entering the eye at the remaining portion was much stronger than that originated from light entering the eye at this center portion.



棉铃虫夜眼不同区域的反光强度电位说明：

1. 图中符号 ABC 代表 3 只棉铃虫复眼，A-1 为背方；A-2 为腹方；B-1 为背方；B-2 为侧方；C-1为腹方；C-2 为侧方。
2. 图中每张照片的上线，是复眼反射光强度的电位（每格 5 毫伏）记录，曲线基部两侧稍隆起部分是角膜反光，非眼底反光。下线的方波表示点光源绕眼运行的起始和终了。